

DOCUMENTS POUR SERVIR À L'HISTOIRE DU SAUMON (SALMO SALAR L.)
DANS LES Eaux DOUCES DE LA FRANCE.

PAR M. LOUIS ROFLE.

QUATRIÈME SÉRIE¹⁾.

LE DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DU SAUMON DEPUIS LA PÉRIODE
DES ALEVINS ÉCAILLEUX JUSQU'À CELLE DE LA MIGRATION DE DESCENTE À LA MER.

I. ALEVINS ÉCAILLEUX. — Cette période du développement est celle qui a la plus longue durée, et qui pourtant présente le moins de transformations apparentes, sauf celles de la croissance générale. L'alevin, lorsqu'elle commence, a déjà acquis ses contours normaux; il ne les modifie point, on les change peu, car sa croissance générale s'effectue avec égalité. Cet accroissement est pourtant considérable: le jeune individu parvient alors à ses dimensions finales, à celles qu'il possède lorsqu'il va se convertir en Tacon ou alevin de descente, et ces dimensions mesurent du double au quadruple, parfois davantage, de celles qu'il a au début de la présente période. Une telle augmentation exige une grande durée. Cette dernière commence habituellement au courant du cinquième mois consécutif à l'éclosion, et cesse du onzième au quatorzième mois pour une minorité d'alevins qui descendent en mer à la fin de la première année: elle se prolonge une année encore (soit du 23^e au 26^e mois depuis l'éclosion) pour ceux, en majorité, qui descendent à la fin de la deuxième année. Les individus, pendant cette période, mènent une vie active à la manière des alevins de Truites, auxquels ils ressemblent par l'allure comme par le mode d'existence et par l'habitat.

Le caractère principal des alevins de cette période tient à leur possession d'un revêtement écailleux. Les écailles ne se montrent point à la fois sur tout le tronc. Les premières font leur apparition dans la partie antérieure et supérieure du tronc, au niveau de la 1^{re} nageoire dorsale. De là, l'écaillage gagne l'arrière et les flanes, puis la région ventrale. Cette progression est rapide: dans le courant du sixième mois, le revêtement est complet.

¹⁾ Voir même Recueil, 1918, n° 7; 1919, 4 et 5; et *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. 168, n° 19.

Dès le début, les écailles occupent leur situation définitive, et leur nombre comme leur disposition ne changent point. Leur formule, comme chez l'adulte, est de 110 à 130 sur une ligne longitudinale, et de 50 à 60 sur une ligne transversale. Elles grandissent pour suivre la croissance générale du corps, et le font par l'apposition marginale d'anneaux incomplets qui se surajoutent. Le chiffre de ces anneaux se trouve, par suite, d'autant plus élevé que l'individu est plus grand et plus âgé. — Chez un alevin du 5^e mois, les écailles dorsales ont une forme ovale, parfois asymétrique, et comptent de 3 à 7 anneaux, entiers pour les trois ou quatre premiers et plus internes; les suivants, et plus extérieurs, étant parfois entiers, et parfois interrompus sur une courte distance. La forme est la même chez les alevins du 6^e mois, mais le nombre des anneaux va de 5 à 8. Au huitième mois et au dixième, la forme ovale devient hexagonale avec sommets plus ou moins arrondis, et le nombre des anneaux varie de 7 à 12. Dès cette phase, l'allure se rapproche de celle que l'on observe chez le Tacou pour ses écailles, et dont les dispositions ont été déjà signalées par Masterman (1912).

Le corps entier est pigmenté, sauf quelques portions limitées de la face ventrale au niveau de la membrane branchiostège et de l'espace compris entre les bases des pectorales et des pelviennes. La pigmentation, de teinte gris foncé uniforme, consiste en points et en taches; son intensité variable, plus accentuée sur le dos et sur les flancs qu'ailleurs, est due au nombre et à la proximité différente de ces deux sortes d'éléments. Les points, disséminés partout et souvent serrés, s'orientent quelque peu selon les directions principales des régions qu'ils recouvrent, celles de l'écaillage pour le tronc, des rayons pour les nageoires. Les taches, irrégulières et nombreuses, se localisent sur le dos et les flancs pour le tronc, sur les mâchoires, les joues, les opercules pour la tête. Les plus larges d'entre elles se rangent tout au long de la ligne latérale sur chaque flanc; cette situation leur donne une allure de groupement assez régulier en file longitudinale, qui les a fait remarquer et signaler par les auteurs, bien qu'elles ne diffèrent pas autrement de celles qui existent ailleurs; leur nombre habituel, sur chaque file, est de douze à seize ou dix-huit. Suivant les alevins, l'ensemble des taches du tronc paraît disséminé sans ordre, ou s'oriente transversalement à l'égal des taches de la ligne latérale, ou tient plus ou moins de ces deux types.

On voit, d'après le tableau ci-joint, que la croissance s'effectue sensiblement avec égalité quant aux dimensions relatives des parties, de manière à ne point faire varier les rapports mutuels de ces dernières. En revanche, elle s'opère inégalement dans le temps, car elle est plus rapide pendant la belle saison, lorsque l'alimentation des alevins est facile, que pendant l'automne et le début de l'hiver.

TABLEAU D'ENSEMBLE DES DIMENSIONS MOYENNES (EN MILLIMÈTRES)
DES ALEVINS ÉCAILLEUX DU SAUMON
(5^e MOIS JUSQU'AU DÉBUT DE LA 2^e ANNÉE).

INDICATION DES PARTIES.	5 ^e	6 ^e	7 ^e	8 ^e	10 ^e	12 ^e
	MOIS.	MOIS.	MOIS.	MOIS.	MOIS.	MOIS.
Longueur totale.....	40,0	49,0	54,0	55,0	56,5	66,0
Longueur sans la caudale.....	35,0	43,0	46,0	46,5	47,5	56,0
Hauteur du tronc à l'aplomb antérieur de la 1 ^{re} dorsale.....	7,5	9,5	11,5	12,0	12,5	15,0
Hauteur du pédoncule caudal.....	3,5	4,0	5,0	5,5	6,0	7,0
Longueur de la tête.....	11,0	12,5	13,0	14,5	15,5	17,0
Largeur de la tête sur la ligne oculo-transverse.....	5,0	6,5	8,0	9,5	9,5	9,5
Diamètre orbitaire.....	3,0	4,0	4,0	4,0	4,5	5,0
Espace préorbitaire.....	3,0	4,0	4,0	4,0	4,5	4,5
Espace interorbitaire.....	3,0	4,0	4,5	4,5	4,5	5,0
Distance prédorsale.....	16,0	21,0	22,0	22,0	23,0	25,5
Distance interdorsale.....	4,0	6,0	7,5	7,5	7,5	11,0
Distance dorso-caudale (depuis la fin de la 1 ^{re} dorsale).....	11,0	14,0	15,0	15,0	16,5	19,5
Distance préanale.....	24,5	31,5	34,0	35,0	35,0	40,0
Hauteur maxima de la 1 ^{re} dorsale.....	7,0	8,0	9,0	9,0	10,0	13,5
Hauteur de l'anale.....	6,5	7,0	7,5	7,5	7,5	10,0
Hauteur de la caudale.....	10,0	10,5	12,0	15,0	15,5	19,0
Rayons médians de la caudale.....	4,0	4,0	5,5	6,5	6,5	6,5
Rayons marginaux de la caudale.....	6,0	8,0	10,5	11,5	11,5	14,0
Longueur des pectorales.....	8,0	10,0	10,0	11,5	11,5	14,0
Longueur des pelviennes.....	7,0	9,5	9,5	9,5	9,5	9,5

II. ALEVINS DANS LA PÉRIODE DE TRANSPOSITION PIGMENTAIRE. — Cette transposition comporte plusieurs phénomènes concomitants : diminution d'intensité, modification de la teinte, répartition différente des pigments. Elle s'accomplit pendant les semaines de la fin de l'hiver et du début du printemps qui précèdent la descente à la mer.

La diminution d'intensité est considérable ; l'alevin perd sa livrée sombre pour revêtir une nuance générale beaucoup plus claire. Ce changement, qui a déjà été signalé par les auteurs dans son ensemble, s'opère progressivement par deux moyens : la disparition partielle des punctuations pigmentées, et l'atténuation ou l'effacement complet de la plupart des taches. Ces deux phénomènes débutent sur la face ventrale du corps, puis gagnent les flancs, et en dernier lieu la région dorsale, où ils sont le moins prononcés.

La modification de la teinte est sensible. Le pigment des phases précédentes, depuis le début, n'avait qu'un seul ton, gris foncé brumâtre, pour les ponctuations et pour les taches : les variations de nuances des diverses parties du corps reconnaissaient pour unique cause la distribution différente et le plus ou moins d'espacement de ces unités pigmentaires. Le nouveau pigment a une autre teinte, d'un gris ardoisé bleuâtre assez clair. Il en résulte un changement prononcé de coloration, dont la diminution d'intensité augmente encore l'effet, ainsi que la répartition différente des taches.

La disparition de la plupart des points et des taches concorde avec l'apparition de taches nouvelles, constituées par des amas locaux du pigment gris bleuâtre. Ces taches se placent à la file, sur chaque flanc, en une seule rangée qui chevauche la ligne latérale. Au nombre de huit à onze, elles commencent, lorsqu'elles apparaissent, par offrir des contours indécis. Elles se précisent peu à peu, accentuent leur nuance propre, et ne tardent pas à revêtir leur aspect ultime, celui de grandes plaques ovalaires à grand axe vertical, à bords nets et encadrés d'une aréole plus claire. Les anciennes taches du pigment gris foncé, plus petites, d'abord conservées parmi ces plaques, se résorbent peu à peu, et finissent par disparaître complètement. De même, dans la région dorsale, l'ancien pigment se laisse remplacer par le nouveau, d'où résulte une teinte bleutée qui faisait défaut auparavant, et qui caractérise la période actuelle du développement. L'état dernier de cette transposition remarquable est celui de l'alevin de descente ou Tacon.

En somme, le jeune individu, pendant cette période, est soumis à un métabolisme pigmentaire accentué, qui remanie complètement les dispositions anciennes, diminue de beaucoup l'intensité des nuances, laisse la région ventrale sans pigment, crée un type nouveau de pigmentation, modifie la teinte, et aboutit ainsi à la livrée du Tacon.

III. ALEVINS DANS LA PÉRIODE DE DESCENTE OU TACONS. — La livrée du Tacon, qui représente l'aboutissant de la transposition pigmentaire précédente, a souvent été décrite par les auteurs. Il est inutile, par conséquent, d'insister à son égard. Il suffit de mentionner ici que le nombre habituel des grandes taches des flancs est de dix, bien qu'il descende parfois à neuf ou à huit par l'effacement d'une ou de deux d'entre elles, et qu'il puisse monter à onze et à douze par la bipartition d'une ou de deux des taches fondamentales.

Les Tacons descendent à la mer par bandes, dès qu'ils possèdent cette livrée caractéristique. L'époque principale de cette migration est en avril, tout aussi bien dans le nord que dans le sud de notre pays; elle empiète parfois sur le mois de mai. La descente se fait par groupes successifs, qui se suivent à intervalles variables pendant plusieurs semaines. La limitation

de sa durée et la ressemblance générale d'aspect des alevins qui l'effectuent dénotent qu'elle s'accomplit en vertu d'un déterminisme où le milieu intérieur et le milieu extérieur jouent également un rôle. On a invoqué à ce sujet (Hoeck) l'action des premières eaux tièdes printanières, qui chasseraient les Tacons devant elles. Il semble plutôt, en raison du fait que les alevins sont obligés pour descendre à la mer de revêtir une nouvelle livrée pigmentaire, que l'influence du milieu extérieur soit plutôt liée à celle des radiations lumineuses. Les Tacons fuient une lumière trop vive, alors que les alevins fortement pigmentés des phases précédentes paraissent moins incommodés par elle, si l'on en juge d'après leur genre de vie. Dès leur arrivée dans les estuaires des fleuves, les Tacons, après un bref séjour en eau saumâtre, se dirigent vers les profondeurs océaniques et ne s'attardent point dans les zones littorales où l'action de la lumière est encore assez intense. Ces diverses dispositions dénotent l'existence d'un certain degré de phototropisme négatif, qui s'accorde avec la présence de leur livrée spéciale, comme avec l'éclairage plus intense, au printemps, des régions fluviales élevées où ils avaient vécu jusque-là.

TABLEAU D'ENSEMBLE DES DIMENSIONS MOYENNES (EN MILLIMÈTRES)
DES ALEVINS DU SAUMON DANS LA PÉRIODE DE DESCENTE (TACON).

INDICATION DES PARTIES.	TACON	PETITS	GRANDS	TACON
	DE 1 AN.	TACONS DE 2 ANS.	TACONS DE 2 ANS.	DE 3 ANS.
Longueur totale.....	88,0	130,0	148,0	166,0
Longueur sans la caudale.....	73,0	117,0	127,0	145,0
Hauteur du tronc à l'aplomb antérieur de la 1 ^{re} dorsale.....	16,0	25,0	28,0	30,0
Hauteur du pédoncule caudal.....	8,5	10,0	12,0	13,0
Longueur de la tête.....	23,0	30,0	32,0	37,0
Diamètre orbitaire.....	6,0	7,5	8,0	8,5
Espace préorbitaire.....	5,5	7,0	8,0	8,0
Distance prédorsale.....	36,0	49,0	55,0	63,0
Distance interdorsale.....	12,5	26,0	29,0	32,0
Distance dorso-caudale (depuis la fin de la 1 ^{re} dorsale).....	28,0	44,0	45,0	54,0
Distance préanale.....	53,0	80,0	91,0	99,0
Hauteur de la 1 ^{re} dorsale.....	13,5	19,0	19,0	25,0
Hauteur de l'anale.....	11,0	14,0	15,0	22,0
Hauteur de la caudale.....	21,0	27,0	33,0	37,0
Rayons médians de la caudale.....	6,5	7,0	9,0	13,0
Rayons marginaux de la caudale.....	18,0	22,0	26,0	31,0
Longueur des pectorales.....	17,0	22,0	24,0	32,0
Longueur des pélyennes.....	13,0	18,0	18,0	22,0

Malgré leurs ressemblances d'aspect général, les Tacons offrent des différences de dimensions qui permettent de distinguer parmi eux : 1° des petits individus mesurant 11 à 13 centimètres de longueur totale ; 2° des individus moyens mesurant 13 à 15 centimètres ; 3° enfin des grands individus qui atteignent 16 à 17 centimètres. D'ordinaire, les premières bandes descendantes sont celles des petits individus, dont les plus précoces et plus courts n'ont qu'une année d'âge. Les autres, quelle que soit la taille, comptent sur leurs écailles deux années de séjour en eau douce. C'est parmi les plus grands que j'en ai trouvé un (166 ^{mm} de longueur) dont les écailles marquaient trois années d'âge.

Les écailles des Tacons sont plutôt hexagonales que vraiment ovalaires, comme Masterman (1912) l'a déjà signalé. Le nombre habituel des anneaux de croissance chez les Tacons de deux ans est de 30 à 32. Le chiffre s'élève à une quarantaine chez l'individu âgé de trois ans.